植 物 分 类 与 资 源 学 报　2014, **36** (1): 70~76
Plant Diversity and Resources　DOI: 10.7677/ynzwyj201413059

环境和遗传对烟草叶片结构的影响*

胡　静[1,2], 杨秋云[1], 严　宁[1], 胡　虹[1**]
(1 中国科学院昆明植物研究所资源植物与生物技术所级重点实验室, 云南 昆明　650201;
2 中国科学院大学, 北京　100049)

摘要: 叶片性状很大程度上反映了植物的功能及其对环境的适应。叶片性状的变异受环境及遗传特性的影响, 但是很多研究未能很好区分出它们的相对影响。本研究通过将同一烟草品种种植于不同地点来认识环境对烟草叶片性状的影响; 将不同的烟草品种种植于同一环境来了解遗传差异对烟草叶片性状的影响。研究发现, 叶脉密度和叶片厚度受环境的影响较大, 气孔密度和长度受环境的影响较小。气孔密度和叶片厚度受遗传的影响较大, 叶脉密度和气孔长度受遗传的影响较小。在生长温度高的地方, 烟草叶脉密度越大。研究结果对于认识植物对环境的适应性具有重要意义。

关键词: 叶片结构; 环境; 遗传; 适应; 烟草
中图分类号: Q 944, Q 948.11　　**文献标识码**: A　　**文章编号**: 2095-0845(2014)01-070-07

Environmental and Genetic Effects on Leaf Traits in Tobacco

HU Jing[1,2], YANG Qiu-Yun[1], YAN Ning[1], HU Hong[1**]
(1 *Key laboratory of Economic Plants and Biotechnology*, *Kunming Institute of Botany*, *Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650201, China; 2 *University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China)

Abstract: Leaf traits can indicate a plants′ function and response to the environment. Leaf functional traits are affected by both genes and the environment. We examined these effects on leaf traits in a Tobacco variety (*Tabacum* ‘K326’) planted at 11 different sites, and also on 12 different tobacco cultivars grown at one site. Our results showed that genetic variation had a larger impact on stomatal density and leaf thickness than stomatal length and vein density, while the environment had a greater effect on minor vein density and leaf thickness than stomatal length and stomatal density. At one site where temperature was high, *Tabacum* ‘K326’ exhibited its highest minor leaf vein density.

Key words: Leaf structural traits; Temperature; Gene; Responses; Tobacco

叶片是植物进行光合作用的主要器官和生态系统中初级生产者的能量转换器。叶片结构作为植物功能的基础, 可以指示植物的资源利用策略, 反映植物对环境的适应性和可塑性 (Wright 等, 2004)。同时叶片结构的变化也受植物自身遗传特性的控制 (Sultan, 2000)。研究环境和遗传差异对叶片结构的影响对于预测植物对未来环境的响应具有重要意义。

植物的叶片结构性状会随着温度、水分、日照时数等外界环境条件变化而改变 (Steven 和 Norman, 1990; Wright 等, 2004)。例如干燥环境中的植物能通过以下几种策略提高水分利用效率: 降低叶面积以减小蒸腾面积; 增加角质层、上下表皮厚度减缓水分从叶肉细胞扩散至大气的

* 基金项目: 中国烟草总公司资助项目“清香型特色优质烟叶开发”(110201101003 (TS-03)); 中国烟草总公司云南省公司资助项目“云南清香型特色优质烟叶开发”(2011YN02) 及“云南黄金走廊生态特色烟叶开发”(2011YN03)
** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: huhong@mail.kib.ac.cn
收稿日期: 2013-03-22, 2013-07-17 接受发表
作者简介: 胡　静 (1989-) 女, 硕士研究生, 研究方向: 植物生理生态。E-mail: hujingb@mail.kib.ac.cn

速率，从而减缓水分散失速度（Gratani 等，2003；Wang 等，2011）；叶片气孔分布小而密有助于植物更快的关闭气孔，响应水分亏缺；叶脉密度的增加可以提高植物体内的水分向气孔的供应，供给蒸腾作用散失的水分，保持气孔张开，从而维持一定程度的光合速率（Stephanie 等，2009；Guan 等，2011）。植物叶片结构对干旱的响应已经研究得很清楚，但对温度的响应则不是很清楚。据测，至 2100 年，全球气候变化将导致高纬度的空气温度增加 2.5 ℃至 6.5 ℃，并使干旱更加频繁和严重（Gratani 等，2003；Way 等，2012）。对于大田中的经济作物而言，水分和养分条件相对于温度和日照时数更容易受控制，因此，研究温度对叶片结构性状的影响非常重要。温度对植物体内的水分状况具有多方面的影响（Atkin 等，2006），大气温度的升高使叶内外的蒸汽压差增大，蒸腾速率更高；同时为了保证气孔开放，维持一定的光合速率，叶片会减少水分的散失速率，并增大对蒸腾散失水分的供应（Vanhala 等，2004），达到失水与供水的平衡（Ferris 等，1996；Valladares 等，2000；Brodribb 和 Jordan，2011）。另外，大气温度过高，导致叶温增加，植物可能会通过提高蒸腾作用来散失水分，降低叶温（Sultan，2000；Westoby 和 Wright，2006）。温度还会改变水分在导管内的流速，从而影响植物体内水分的供需状况（Sack 和 Holbrook，2006；Bresta 等，2011）。

遗传对物种叶片结构的表达也具有重要影响。蔡教江（2007）发现不同品种的叶片结构具有较大差异。烟草品种龙江 911 中上部叶的栅栏组织厚度和海绵组织厚度没有太大差异，而云烟 87 和龙江 851 表现不同，海绵组织厚度大于栅栏组织厚度，二者中上部叶栅栏组织厚度仅是海绵组织厚度的三分之一。Kattge 等（2011）对 69 000 种植物的 52 组性状研究发现，种间性状可塑性占性状总变化的 60%；Albert 等（2010）测定具有不同生活史的 13 种植物，发现种间可塑性占总性状可塑性的 70%。具有不同遗传背景的物种所表达的性状不一致，从而导致不同物种对环境的响应有所不同（Sultan，2000；Valladares 等，2000；Marisol 等，2011 ）。但很少有人研究环境和遗传对单个物种叶片结构性状影响的相对重要性（Panagiota 等，2011）。

烟草（*Nicotiana tabacum*），作为著名的经济作物，被广泛栽培。同一品种的烟草在不同环境下具有明显不同的形态结构和化学成分等。例如，随光照强度的减弱，植株茎杆变细，叶片的长宽比增加，叶片数减少（刘国顺等，2007）。烟碱含量随纬度的升高而降低，淀粉在中等适宜的水分和种植期气温较高的条件下降解的比较充分，蛋白质含量随着海拔升高而升高，随着年日照时数升高而降低。总高级脂肪酸和非饱和脂肪酸与生态因子的关系一致，均在黄淮烟区最低，而饱和脂肪酸在西南烟区累积最高（张永安等，2007）。烟草品种类型多，具有广泛的基因变异，而且烟草生长迅速，生活史短暂，从生理生态的角度看，这些特点使得烟草成为研究植物对环境适应性非常好的研究材料。因此，本研究以烟草为材料，探讨环境和遗传特性对烟草叶片结构的影响。

在高温下生长的烟草，叶脉密度、气孔密度更高，叶片更厚，我们推测环境比遗传对烟草叶片性状的影响更重要。为了验证这一假设，将烟草品种 *Tabacum*‘K326’种植在温度差异明显的 11 个地点，在保证各个采样地点的土壤水分和营养对植株不造成胁迫的前提下，探讨烟草叶片结构性状对环境的响应。同时我们将来源地不同的 12 个烟草品种种植在同一地点以探讨遗传特性对烟草叶片结构性状的影响。

1　材料与方法

1.1　实验设计

将烟草品种 *Tabacum*‘K326’幼苗栽种于 11 个气候差异明显的地点（表 1），通过比较不同地点间烟草叶片结构的差异，来探讨自然条件下的环境对烟草叶片结构性状的影响。每个样地 20 m×20 m，栽种 400 棵幼苗，移栽 85 d 后取样。同时，从云南玉溪烟草同质园（24.1°N，102°E，1 730 m）选择 12 个育种来源不同的烟草品种（表 2），通过比较不同品种烟草叶片结构的差异，探讨遗传对烟草叶片结构性状的影响。在同质园，每个品种一个样地，每个样地 5 m×20 m，栽种 100 棵烟草幼苗，移栽 85 d 后取样，这 12 个品种的育种来源地地理位置和气候差异明显。所有烟草幼苗经过相同的播种处理后，在播种 60 d 后移栽，烟草幼苗从 5 月初移栽至各个地点，7 月末（移栽 85 天后）开始采样，采样时间相

同。所有地点和品种的栽培措施基本一致，保证每个地点的水分、营养供应供给一致并不对植株造成胁迫。

1.2 采样方法

每块样地5个重复，根据对角线采样，每个重复2株，取样部位为植株中上部（从底部往上数第10、11片叶）。在每个采样地点，从每个重复中选取一片叶，划取叶片两边中间部位切成1 cm×0.5 cm小块，用作切片用；再划取叶片两边中间部位4 cm×4 cm（避开主脉和二级脉），用作测定气孔特征和叶脉密度，所取样品放入4%多聚甲醛固定液，固定保存。

1.3 叶片结构性状的测定

气孔大小和气孔密度：撕取叶片下表皮，漂白水漂白5 min后，番红染色，制片后用普通光学显微镜（OlympusU-CMAD3，Olympus Inc.，Tokyo，Japan），分别在10倍和20倍视野下观察并照相，用图形分析软件ImageJ 11.0（US National Institutes of Health，Bethesda，MD，USA）测量10倍镜下的气孔密度、20倍镜下的气孔大小。每个样5个重复，每个重复6个视野。

次级叶脉密度：叶片在沸腾的7% NaOH溶液中除去叶肉后，用品红染色并在显微镜4倍镜下拍照（Zhang等，2009），每个样30个视野，用图片分析软件Image 11.0测量出叶脉总长度，再计算叶脉密度。

叶片横切面结构：叶片用FAA固定液（70% ethanol ：acetic acid ：formaldehyde = 90：5：5，v/v/v）固定24 h以上后，用梯度酒精脱水，GMA树脂包埋，在切片机（Leica RM2126RT，Leica Inc.，Bensheim，Germany）上进行叶片横切面的组织切片。甲苯胺蓝染色，在光学显微镜下拍照并测量叶片总厚度，每个样5个重复。

1.4 统计分析

所有的数据使用统计软件SPSS16.0（SPSS Inc.，Chicago，USA）进行分析，11个不同地点间、12个不同品种间叶片性状的差异分析使用一元方差分析（one-way ANOVA）。环境与烟草叶片结构性状之间的相关性用线性关系拟合。

表1 采样地点及气候

Table 1 Sampling sites and climate in the present study

地点 Site	代号 Code	经度 Longitude /°	纬度 Latitude /°	海拔 Altitude /m	温度 Temperature/℃			日照时数 Daily sunshine hours/h		
					6月 June	7月 July	平均 Average	6月 June	7月 July	平均 Average
云南宣威	XW	103.4	26.1	2260	18.6	19.4	18.5	131.5	154.6	156.4
云南丽江	LJ	99.1	27.5	2083	19.0	18.8	19.4	142.0	73.3	154.6
福建建阳	JY	117.1	27.2	144	20.1	24.0	19.8	112.5	117.1	111.1
云南保山	BS	98.2	25.4	1620	20.1	20.0	20.2	109.2	84.2	150.5
云南江川	JC	102.4	24.1	1730	20.7	20.6	20.5	144.4	131.6	162.9
贵州兴仁	XR	105.1	25.4	1500	20.7	22.5	21.3	37.2	97.3	72.7
云南弥渡	MD	100.2	24.5	1672	21.8	21.5	21.5	182.9	156.0	191.9
云南文山	WS	104.4	23.5	1540	22.3	22.8	21.7	134.5	145.2	178.3
云南会理	HL	102.2	26.1	1800	21.3	21.8	22.0	142.8	160.1	192.3
贵州遵义	ZY	106.5	27.4	845	21.7	25.6	22.7	56.1	142.7	88.2
河南郑州	ZZ	113.4	34.4	111	27.7	28.9	26.8	218.6	202.6	204.5

实验中所采的中部叶片6月初长出，7月底被采集。因此生长季节指的是从2012年6月1号至2012年7月30号。所有气象数据来自于中国气象数据共享网和当地气象站

The leaves emerged in early June and were sampled in the late of July. The growth stage of tobacco is from 1th of June to 30th of July. All meteorological data were collected from the China Meteorological Data Sharing Service System and local meteorological station

表2 同质园实验的品种及来源

Table 2 Tobacco varieties and sources in common garden experiment

代号 Code	品种 Cultivar	育种来源地 Source	代号 Code	品种 Cultivar	育种来源地 Source
HD	红花大金元	中国云南	P2	Pvh2299	巴西
Y	云烟97	中国云南	P	Pelo De Oro 7-1-6	古巴
Z	中烟100	中国河南	K3	K326	美国
H8	黑龙江8602-123	中国黑龙江	N	NC89	美国
H	黑龙江牡丹82-2-7	中国黑龙江	D6	Delcrest66	加拿大
K	KM10	津巴布韦	T	坦桑尼亚烟	坦桑尼亚

性状的表型可塑性指数=(最大均值-最小均值)/最大均值（Valladares 等，2006），表示叶片性状在不同处理水平变化范围的大小，表型可塑性指数的变化范围从 0 到 1。

2　结果

2.1　品种对烟草叶片性状的影响

在不同烟草品种间，所测定的叶片性状气孔大小、气孔密度、叶脉密度和叶片厚度都有显著性差异。叶片厚度的变化范围最大，其可塑性指数达到了 0.76。K3（*Tabacum*‘K326’）的叶片厚度最小，而 HD（*Tabacum*‘红花大金元’）的叶片厚度最大。气孔密度的可塑性指数也较高，为 0.52，D6（*Tabacum*‘Delcrest66’）的气孔密度最小，只有 170 number mm^{-2}，而 Z（*Tabacum*‘黑龙江牡丹 82-2-7’）的气孔密度最大，几乎是 D6 的两倍。而气孔长度和叶脉密度的可塑性指数较小，分别只有 0.16 和 0.29（图 1）。

2.2　环境对 *Tabacum*‘K326’叶片性状的影响

在不同地点，*Tabacum*‘K326’叶片的结构性状都有显著变化（图 2）。叶脉密度和叶片厚度的变化范围比较大，其可塑性指数分别为 0.45 和 0.40 之间，只有气孔密度和气孔长度的可塑性指数较小，分别为 0.30 和 0.21。

所测定叶片结构性状中，只有烟草叶脉密度与整个生长季节月平均温度呈正相关，决定系数为 0.34（图 3）。其它叶片性状（气孔密度与气孔长度、叶片厚度）与环境因子均没有显著关系（表 3）。

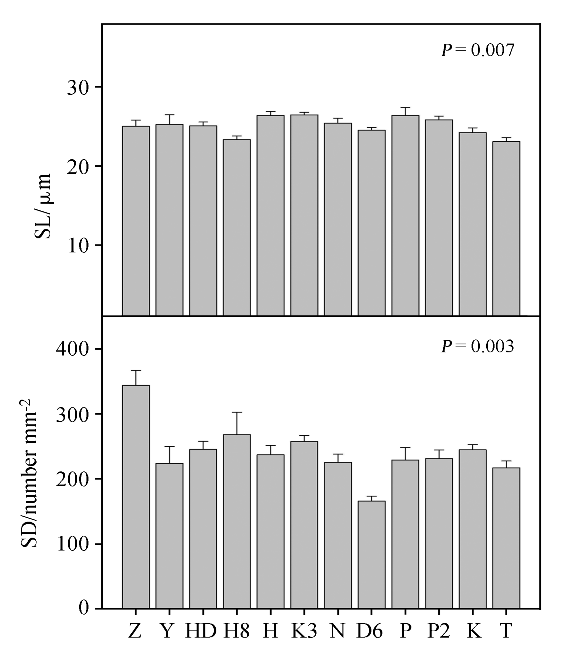
表 3　叶片结构性状与环境因子之间的关系

Table 3　The relationships between leaf traits and environmental factors

性状 Traits	温度 Temperature/℃	日照时数 Daily sunshine hours/h
SD	0.10	0.28
SL	0.04	0.10
MVD	0.34*	0.16
LT	0.17	0.07

图中数字表示决定系数（R^2）. *，P<0.05；**，P<0.01.

Numbers in the table indicate the coefficient of determination（R^2）. *，P<0.05；**，P<0.01.



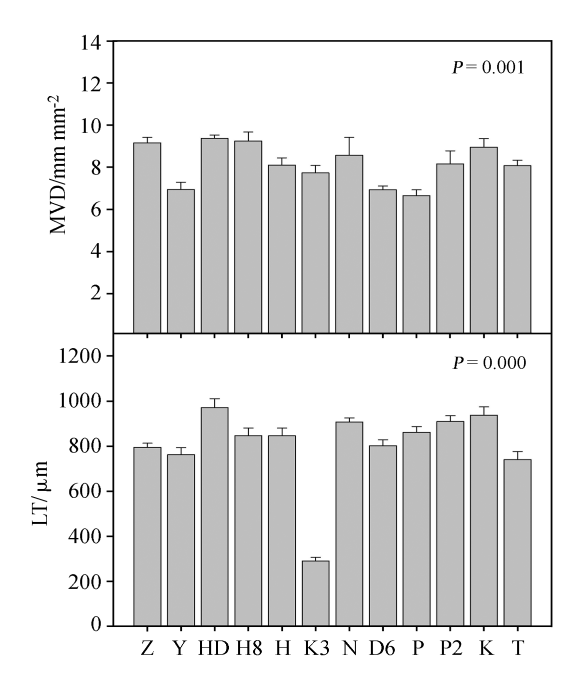


图 1　不同烟草品种叶片结构性状的差异

SD：气孔密度（number mm^{-2}）；SL：气孔长度（μm）；MVD：次级叶脉密度（mm mm^{-2}）；LT：叶片厚度（μm）

Fig. 1　The differences in leaf traits among 12 cultivars

SD：stomatal density（number mm^{-2}）；SL：stomatal length（μm）；MVD：minor leaf vein density（mm mm^{-2}）；LT：leaf thickness（μm）

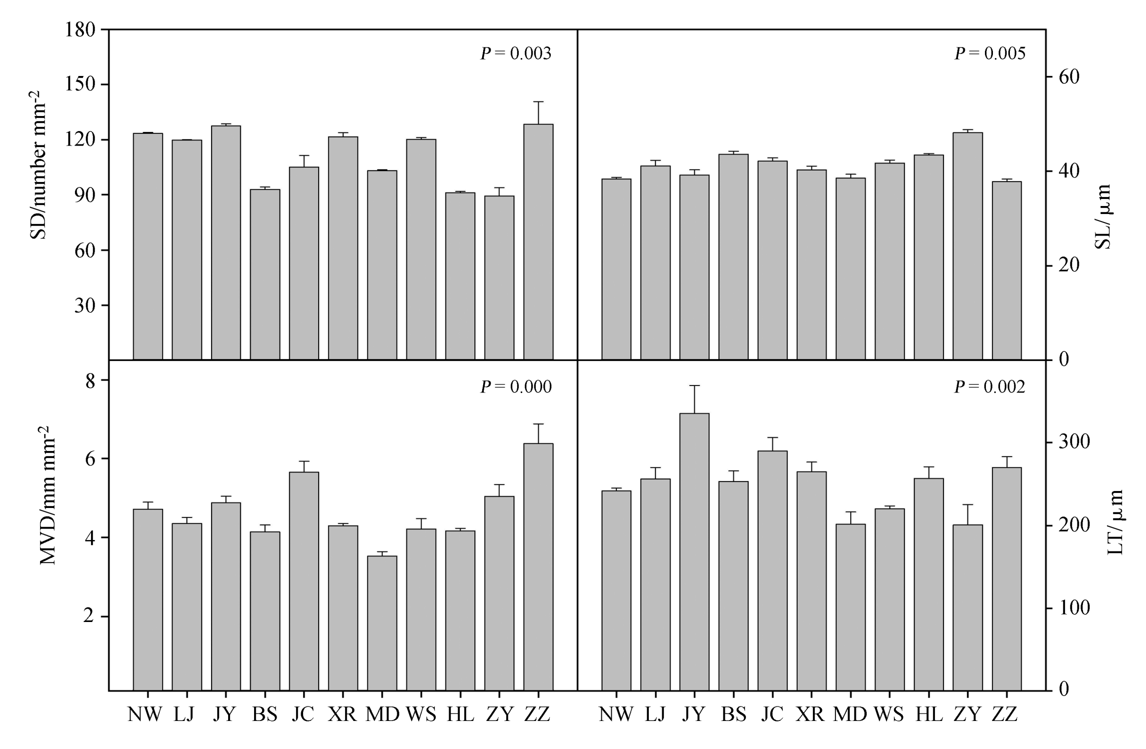


图2 不同地点 *Tabacum*‘K326’叶片结构性状的变化。所有地点的样本量均为30

Fig. 2 The variation of leaf traits in different sites. The sample sizes of all sites are 30

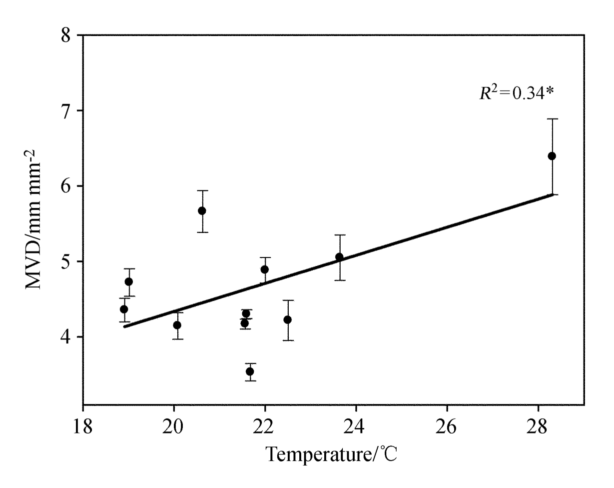


图3 叶脉密度与温度间的关系。*，$P<0.05$；**，$P<0.001$

Fig. 3 The relationship of MVD to temperature. *，$P<0.05$；**，$P<0.001$

3 讨论

3.1 品种对烟草叶片结构性状的影响

在同一地点，所测定的烟草叶片结构性状在不同品种间都有显著差异。其中，变化范围较大的性状是气孔密度和叶片厚度，叶脉密度和气孔长度的变化范围较小，说明遗传对气孔密度、叶片厚度的影响更大，而对叶脉密度、气孔长度的影响较小。研究结果表明遗传对烟草叶片结构性状的表达具有重要影响，只是对不同的性状影响程度不一致。Zhu 等（2012）将来源于7个不同种群的栓皮栎种在同一地点，发现不同种群间叶脉密度的差异与当年栽种的气候没有关系，叶脉密度可能很大程度上已经被遗传固定，因而，与不同种群的遗传特性有关。同样，将不同起源的欧洲赤松种在同一地点，针叶重、枝条与茎的面积比均受种群的遗传影响（Palmroth 等，1999）。

3.2 环境对 *Tabacum*‘K326’叶片性状的影响

在不同的地点，*Tabacum*‘K326’的4个叶片结构都有显著变化。其中，叶脉密度和叶片厚度的环境可塑性最大，气孔密度和气孔长度的环境可塑性较小。在同质园实验中，遗传对气孔密度和叶片厚度的影响较大，而对叶脉密度和气孔长度的影响较小。这说明环境和遗传对烟草叶片结构都有显著影响，只是对于不同的结构其影响程度不一致。

烟草叶脉密度与整个生长季节月平均温度呈正相关，决定系数为0.34。在高温生长地点，*Tabacum*‘K326’具有更高的叶脉密度。研究表

明高温增大叶片内外的蒸腾压差，导致较高的蒸腾作用，并加快了水分在导管中的流速，因而水分散失更多（Way 等，2012）；但为了保持气孔的开放，维持一定的光合速率，叶脉密度的增大能增加水分供应补充蒸腾散失的水分（Ferris 等，1996；van Rijn 等，2000；Valladares 等，2012；Sack 等，2012）。

气孔密度、气孔大小和叶片厚度与环境因子没有显著线性关系（表 3）。一些研究报道在高温下植物叶片气孔密度增大，气孔长度减小（Grassi 和 Magnani，2005；Hernandez 等，2010；Bresta 等，2011；Zhang 等，2012），但本研究没有这种趋势，气孔密度和叶片厚度在不同地点随温度变化的趋势为先升高后降低再升高（图 2）。当温度较低时，气孔密度较低，当温度升高时，气孔密度增加，当温度高到一定程度时，气孔密度反而较小，在温度最高的地点，气孔密度最大，叶片厚度也呈现这种变化，这种波形曲线说明 *Tabacum*‘K326’的气孔密度和叶片厚度对环境的响应是特异性的。气孔密度在水分亏缺下会增加，但当水分亏缺至一定程度时，则气孔达到最小开度，气孔密度不再增加，这可能是因为叶脉密度的增加增大了水分运输能力，维持体内水分平衡（Xu 和 Zhou，2008；Rosana 等，2010；Zhang 等，2012）。*Tabacum*‘K326’气孔密度、叶片厚度与温度之间是否的确存在这种特异性关系，还需进一步验证。

在不同烟草品种间，叶片厚度、气孔密度受遗传的影响更大，叶脉密度、气孔长度受遗传的影响较小；但在不同地点间，叶脉密度和叶片厚度受环境的影响更大，气孔密度、气孔长度受环境的影响则更小。在生长温度越高的地方，烟草叶脉密度越大，可能是因为高温加剧了烟草叶片的水分散失，烟草通过加大叶脉密度以增大水分运输能力，满足较高的蒸腾需要，维持体内水分平衡。未来探讨植物对环境因子的响应时，应尽可能更加精确的测量采样地点的微环境数据。此外，在研究植物的表型可塑性时，可以将植物的结构性状、生理特性、代谢和基因差异联系起来，以便更加深入的探讨表型差异的原因以及植物是如何通过不同层次的协调来适应外界环境条件的。

致谢 本研究组张伟、杨颖婕、匡美龄、牟宗敏博士在出差采样中给予支持；付学维在处理实验数据过程中给予支持；黄伟博士、王秋霞博士在文章修改过程中给予指导。

〔参 考 文 献〕

Albert CH, Thuiller W, Yoccoz NG *et al.*, 2010. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation [J]. *Journal of Ecology*, **98**: 604—613

Atkin OK, Loveys BR, Atkinson LJ *et al.*, 2006. Phenotypic plasticity and growth temperature: understanding interspecific variability [J]. *Journal of Experimental Botany*, **57**: 267—281

Bresta P, Nikolopoulos D, Economou G *et al.*, 2011. Modification of water entry (xylem vessels) and water exit (stomata) orchestrates long term drought acclimation of wheat leaves [J]. *Plant and Soil*, **347**: 179—193

Brodribb TJ, Jordan GJ, 2011. Water supply and demand remain balanced during leaf acclimation of Nothofagus cunninghamii trees [J]. *New Phytologist*, **192**: 437—448

Cai JJ (蔡教江), 2007. Leaf anatomical differences among different flue-cured tobacco genotypes [J]. *Science and Teconology Information* (科技资讯), **21**: 169—170

Ferris R, Nijs I, Bethaeghe T *et al.*, 1996. Elevated CO_2 and temperature have different effects on leaf anatomy of perennial ryegrass in spring and summer [J]. *Annals of Botany*, **78**: 489—497

Grassi G, Magnani F, 2005. Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees [J]. *Plant, Cell and Environment*, **28**: 834—849

Gratani L, 1995. Structural and ecophysiological plasticity of some evergreen species of the Mediterranean maquis in response to climate [J]. *Photosynthetica*, **31**: 335—343

Gratani L, Meneghini M, Pesoli P *et al.*, 2003. Structural and functional plasticity of *Quercus ilex* seedlings of different provenances in Italy [J]. *Trees*, **17**: 515—521

Guan ZJ, Zhang SB, Guan KY *et al.*, 2011. Leaf anatomical structures of *Paphiopedilum* and *Cypripedium* and their adaptive significance [J]. *Journal of Plant Research*, **124**: 289—298

Hernandez EI, Vilagrosa A, Pausas JG *et al.*, 2010. Morphological traits and water use strategies in seedlings of Mediterranean coexisting species [J]. *Plant Ecology*, **207**: 233—244

Kattge J, Diaz S, Lavorel S *et al.*, 2011. TRY—a global database of plant traits [J]. *Global Change Biology*, **17**: 2905—2935

Liu GS (刘国顺), Qiao XR (乔新荣), Wang F (王芳) *et al.*, 2008. Effects of light intensity on photosynthetic capabilities, growth and quality of flue-cured tobacco [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), **27** (9): 1833—1837

Marisol T, Lourens P, Marielos P *et al.*, 2011. Climate is a stronger

driver of tree and forest growth rates than soil and disturbance [J]. *Journal of Ecology*, **99**: 254—264

Palmroth S, Berninger F, Nikinmaa E *et al.*, 1999. Structural adaptation rather than water conservation was observed in *Scots pine* over a range of wet to dry climates [J]. *Oecologia*, **121**: 302—309

Panagiota B, Dimosthenis N, Garifalia E *et al.*, 2011. Modification of water entry (xylem vessels) and water exit (stomata) orchestrates long term drought acclimation of wheat leaves [J]. *Plant and Soil*, **347**: 179—193

Rosana L, José C, Luis G, 2010. Intraspecific variation and plasticity in growth and foliar morphology along a climate gradient in the Canary Island pine [J]. *Trees*, **24**: 343—350

Sack L, Holbrook NM , 2006. Leaf hydraulics [J]. *Annual Review of Plant Biology*, **57**: 361—381

Sack L, Scoffoni C, McKown AD *et al.*, 2012. Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns [J]. *Nature Communications*, **3**: 837—847

Stephanie DC, Margaret JS, Lawren S, 2009. Leaf trait diversification and design in seven rare taxa of the Hawaiian Plantago Radiation [J]. *International Journal of Plant Science*, **170**: 61—75

Steven RB, Norman PAH , 1990. Effect of growth temperature and temperature shifts on spinach leaf morphology and photosynthesis [J]. *Plant Physiology*, **94**: 1830—1836

Sultan SE, 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history [J]. *Trends in Plant Science*, **5**: 537—542

Valladares F, Sanchez-Gomez D, Zavala MA , 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications [J]. *Journal of Ecology*, **94** : 1103—1116

Valladares F, Wright SJ, Kitajima K *et al.*, 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest [J]. *Ecology*, **81**: 1925—1936

Valladares F, Saldana A, Glanoli E, 2012. Costs versus risks: Architectural changes with changing light quantity and quality in saplings of temperate rainforest trees of different shade tolerance [J]. *Austral Ecology*, **37**: 35—43

van Rijn CPE, Heersche I, Van Berkei YEM *et al.*, 2000. Growth characteristics in Hordeum spontaneum populations from different habitats [J]. *New Phytologist*, **146**: 471—481

Vanhala TK, van Rijn CPE, Buntjer J *et al.*, 2004. Environmental, phenotypic and genetic variation of wild barley (*Hordeum spontaneum*) from Israel [J]. *Euphytica*, **137**: 297—309

Wang RZ, Chen L, Ma L *et al.*, 2011. Anatomical and physiological plasticity in *Leymus chinensis* (Poaceae) along large-scale longitudinal gradient in northeast China [J]. *PloS ONE*, **6**: e26209

Way DA, Domec JC, Jackson RB, 2012. Elevated growth temperatures alter hydraulic characteristics in trembling aspen (*Populus tremuloides*) seedlings: implications for tree drought tolerance [J]. *Plan, Cell and Environment*, **36**: 103—115

Westoby M, Wright IJ, 2006. Land plant ecology on the basis of functional traits [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**: 261—269

Wright IJ, Reich PB, Westoby M *et al.*, 2004. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, **428**: 821—828

Xu Z, Zhou G , 2008. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass [J]. *Journal of Experimental Botany*, **59**: 3317—3325

Zhang YA (张永安), Zhu YG (朱亚刚), Chen JB (陈佳波) *et al.*, 2007. Discussion on the relation between e cological factors and some cheroical componen in flue-cured tobacco [J]. *Journal of Anhui Agricultural Science* (安徽农业学报), **35** (29): 9285—9286, 9336

Zhang SB, Guan ZJ, Sun M *et al.*, 2012. Evolutionary association of stomatal traits with leaf vein density in *Paphiopedilum*, Orchidaceae [J]. *PLoS ONE*, **7**: DOI: 10.1371/journal.pone.0040080

Zhang YJ, Frederick CM, Hao GY *et al.*, 2009. Size-dependent mortality in a *Neotropical savanna* tree: the role of height-related adjustments in hydraulic architecture and carbon allocation [J]. *Plant, Cell and Environment*, **32**: 1456—1466

Zhu YH, Kang HZ, Xie Q *et al.*, 2012. Pattern of leaf vein density and climate relationship of *Quercus variabilis* populations remains unchanged with environmental changes [J]. *Trees*, **26**: 597—607